Die Lebensweise des Doryloxenus auf Java und Wasmanns Hypothese über seinen Wirtswechsel.

Von

N. A. KEMNER, Lund.

(Mit 1 Tafel.)

In einem Vortrage auf dem Vierten Internationalen Entomologenkongress zu Ithaca U. S. A. 1928 habe ich die WASMANN'sche Hypothese über den Wirtswechsel der kleinen myrmecophilen und termitophilen Staphylinidengattung *Doryloxenus* kritisiert und hervorgehoben, dass diese Hypothese wie einige andere von demselben geehrten Autor sicher sehr wenig realen Grund hat und eigentlich nur eine Schreibtischphantasie darstellt, die sich in die wissenschaftliche Literatur nur dadurch eingebürgert hatte, dass ihr Aufsteller sie seit Jahren in seinen vielen Schriften stets angeführt und dadurch tatsächlich eingearbeitet hatte. Kein anderer Forscher hat sie nachgeprüft. Natürlich ist es aber auch nicht so einfach, in dieser Sache eine eigene Auffassung zu haben, weil nur wenig Entomologen Museumexemplare dieser kleinen Tiere, geschweige denn lebendes Material davon gesehen oder studiert haben. Zu dieser letzteren Kategorie, also zu denen die diese Tiere nicht lebend gesehen haben, gehört WASMANN selbst, was sicher da zu beigetragen hat, dass diese spekulative Hypothese überhaupt aufgestellt worden ist.

Auf Java habe ich nun diese Tiere kennen gelernt und wie im Falle der von mir studierten Termitoxenien hat sich sofort herausgestellt, dass manches über diese Tiere bis jetzt überhaupt nicht bekannt war oder nicht richtig aufgefasst worden und dass die WASMANN'sche Hypothese im Lichte dieser neuen Tatsachen ganz unhaltbar wird. Ihr Grund ist eigentlich Unkenntnis der Lebensweise der termitophilen *Doryloxenus*-Arten. Die Biologie dieser Arten zeigt, dass sie sehr gut für das Leben im Termitenneste ausgerüstet sind, und wenn dazu kommt, dass nunmehr ebensoviele termitophile wie myrmecophile Arten bekannt sind und die termitophile Art, die ich auf Java fand, in ihrem reduzierten Tarsus noch drei Glieder hat, während WASMANN an den dorylophi-

len nur ein einziges sah, so besteht kein Grund mehr die myrmecophilen Arten als Vorfahren der termitophilen aufzufassen.

Die Geschichte der WASMANN'schen Hypothese ist in Kürze die folgende. Im Jahre 1898 hat WASMANN das neue Genus *Doryloxenus* auf einige sehr kleine myrmecophile Staphyliniden begründet, die Mr. BRAUNS in Südafrika in den Nestern der *Dorylus*-Ameisen gefunden hat. Die kleinen Tiere waren recht merkwürdig ausgestattet. Jhr Körper war spindelförmig, glatt. Der Kopf unter dem Pronotum halb versteckt. Pronotum gross, dachförmig mit den dicht anschliessenden Deckflügeln den grössten Teil des Körpers bedeckend. Die Antennen waren kurz, an der Basis dick, nach aussen zugespitzt, hornförmig, weshalb WASMANN die erste Art *Doryloxenus cornutus* nannte. Am meisten befremdend waren aber die Beine. Die Schenkel und Tibien waren breit und flach, die Tarsen allem Anscheine nach ganz verschwunden, durch eine Gruppe von langen und klebrigen Haaren ersetzt, die wahrscheinlich als Hafthaare dienten, wenn die kleinen Tiere auf dem Körper und den Extremitäten der *Dorylus*-Ameisen herumkletterten. So lebten nämlich nach WASMAN's Ansicht diese kleinen *Doryloxenus*, was übrigens für andere kleine Staphyliniden bei anderen Ameisen schon früher festgestellt worden war und dasselbe gilt für verschiedene *Pygostenus*-Arten, die auch bei *Dorylus*-Ameisen leben. Bei näherer Untersuchung unter dem Mikroskop fand er aber, dass der Tarsus eingliedrig war. Im übrigen wurde aber seine erste Auffassung bestätigt.

Schon einige Jahre nach der Beschreibung dieses kleinen Genus aus Südafrika erhielt WASMANN ausser neuen Arten aus Afrika auch zwei neue Arten desselben Genus aus Indien, wo sie von HEIM und ASSMUTH eingesammelt worden waren. Merkwürdigerweise wurden sie aber in diesem Weltteil bei Termiten gefunden. Sie gehörten aber zweifellos zu demselben Genus. Die morphologischen Unterschiede waren sehr gering. Körperform und Gestalt sowie Antennen und Füsse waren dieselben. Die Oberseite des Körpers war nur bei den indischen Arten scheinbar ganz unbehaart, während sie bei den afrikanischen Arten eine spärliche Behaarung trug. Kurz nach der Aufstellung des Genus *Doryloxenus* bekam es also Arten, von denen die afrikanischen bei Ameisen lebten, die indischen dagegen bei Termiten, und um dieses unerwartete Verhältnis zu erklären, greift WASMANN zu der Annahme eines Überganges von myrmecophiler zy termitophiler Lebensweise und legt schliesslich in einem Vortrage auf dem 6ten Internationalen Zoologenkongress 1904 seine kühne Hypothese über den Wirtswechsel der Gattung *Doryloxenus* in ihrer definitiven Form vor.

Die dieser Hypothese zugrundeliegenden Betrachtungen waren ein paar Jahre älter. Schon 1902 in seiner Bearbeitung des von

W. HORN auf Ceylon gesammelten Termitenmaterials macht er in einem Nachtrage, in dem er einige von ASSMUTH gesammelten Termitophilen erwähnt, die erste Andeutung seiner Hypothese. Die beiden indischen *Doryloxenus* lagen ihm damals vor und nach Erwähnung ihrer Zugehörigkeit zu dem in Afrika myrmecophilen Genus *Doryloxenus* sagt er: »Das Vorkommen dieses *Doryloxenus* bei Termiten scheint mir nur durch einen vor relativ kurzer Zeit erfolgten Wechsel seiner Lebensweise erklärlich» (l. c. p. 158). Diesen Gedanken baut er weiter aus in seiner Abhandlung von 1904[1]: »Zur Kenntnis der Gäste der Treiberameisen und ihrer Gäste am oberen Kongo». Hier erklärt er, dass dieser Wirtwechsel seinen Grund darin haben muss, dass die *Doryloxenus* in früheren Zeiten mit den wandernden Raubameisen zufälligerweise in die Termitennester geraten sind. »So können wir uns das Vorkommen von *Doryloxenus* in Termitennestern Ostindiens wohl nur dadurch erklären, dass Vertreter dieser Gattung bei Raubzügen, welche indische Dorylinen ehemals gegen dortige Termitennester unternahmen, in letzteren zurückblieben und zur termitophilen Lebensweise übergingen» (l. c. p. 614). Er findet, dass die ganze Ausstattung diese Tiere für einen solchen Übergang zu sprechen scheint und besonders soll dies für die zu Haftorganen umgewandelten oder mit Haftorganen versehenen Tarsen gelten, die einen spezifischen Anpassungscharakter von Dorylinen-Gästen darstellen. Solche kommen »nur bei diesen vor, nie aber bei Termitengästen, für deren sesshafte Lebensweise sie gar keinen Sinn hätten» (l. c. p. 615).

In seinem Vortrage in Bern im gleichen Jahr legte WASMANN wie gesagt die Hypothese über die Umbildung ostindischer Ameisengäste in Termitengäste in ihrer definitiven Form vor. Sein Hauptargument ist, dass die Gattung *Doryloxenus* durchweg ein Anpassungsprodukt an die dorylophile Lebensweise darstellt und dass ihr Dasein in Termitenneste eine sekundäre Erscheinung sein muss. Mit den wandernden *Dorylus*-Ameisen muss sie dahin gekommen sein, weil kein anderer Erklärungsgrund möglich ist. Die merkwürdigen Tarsen dieser kleinen Staphyliniden sollen es am besten beweisen. »Bei Gästen der durchaus sesshaften Termiten, deren Kolonien in denselben festen Bauten Jahrzehnte lang wohnen, ist die Entstehung eines derartigen Anpassungscharakters fast ebenso undenkbar wie bei einem Maulwurf die Entwicklung von Flugorganen» (l. c. p. 441).

Die Tatsache, dass Dorylinen, die gleichwie die afrikanischen auf dem Boden wandern, in Indien überhaupt nicht vorkommen,

[1] Im Jahre 1903 hat WASMANN dieselbe Sache in seiner Schrift: Constanztheorie oder Descendenztheorie in Stimmeu aus Maria Laach, einer nicht naturwissenschaftlichen Zeitschrift, die mir vorläufig nicht zugänglich ist, behandelt.

schiebt WASMANN mit der Versicherung beiseite, dass sie recht wohl in früheren geologischen Zeitabschnitten dort haben vorkommen können, und die Hypothese wird für verwandte Genera mit ähnlichen Übergängen weiter ausgebaut. Auf Seite 445 behauptet er, dass wir nicht bloss einen einmaligen, sondern wahrscheinlich einen dreimaligen Übergang von *Doryloxenus*-Verwandten zur termitophilen Lebensweise annehmen müssen, und zwar für Ostindien allein einen zweimaligen, für den afrikanisch-indischen Kontinent einen einmaligen usw.

Mann kann nun mit Recht fragen wie die Tatsachen in diesem schönen Hypothesen-Gebäude liegen. Wie in der Einleitung erwähnt, halte ich die ganze Hypothese für eine Schreibtischphantasie, die kunstreich ausgebaut ist, aber keinen realen Grund hat. Meine Beobachtungen auf Java an lebenden *Doryloxenus* in Termitennestern und mit den Termiten zusammen haben mir dies bald gelehrt.

Während meinen Termitenstudien auf Java fand ich in Buitenzorg recht häufig die kleine *Doryloxenus* unter Termiten mit Termitenoxenien und anderen Termitophilen, einmal mit einem *Termitodiscus,* welches Genus früher im malayischen Verbreitungsgebiet überhaupt nicht gefunden worden ist.

Im Februar 1921 fand ich mehrere Exemplare bei der in Buitenzorg häufigen *Termes (Odontotermes) javanicus.* Sie lebten in den Pilzgärten unter den dort in Anzahl anwesenden Termitenarbeitern und Larven. Sie liefen sehr schnell umher. In einer Glasröhre mit Pilzkuchenstückchen und Termitenarbeitern gebracht liefen sie auch ganz unbehindert auf den Glaswänden und mit dem Körper in hängender Stellung. Ihr Umgang mit den Termiten war ganz friedlich, sie liefen unter und sogar auf den Termiten umher, gelegentlich krochen sie unter den Termitenkopf, wobei die Termite ihre Oberfläche mit den Mundwerkzeugen berührte. Bald nahmen sie aber den recht eigentümlichen Platz auf dem Kopf der Termite ein (vgl. Taf. I Fig. 1), wobei sie ihren Kopf nach hinten richteten, ihren hoch erhobenen Hinterleib dagegen nach vorne. In einem Versuchsglase sah ich mehrere Minuten einen Termitenarbeiter in dieser Weise zwei *Doryloxenus* auf seinem Kopf herumtragen. Manchmal sah ich auch wie die *Doryloxenus* dabei den Vorderrand des Pronotums berührten, sicher um ihn abzulecken. Beim Herumlaufen des Termitenarbeiters in und auf den Pilzgartenstücken blieben diese *Doryloxenus* ganz ruhig sitzen. Als der Arbeiter durch ein Loch im Pilzgarten hindurchschlüpfte, wurde das eine Exemplar abgestreift, das andere sass noch am Kopfe als der Arbeiter wieder zum Vorschein kam.

Als ich einmal ein paar *Doryloxenus*-Exemplare nur mit Termitenlarven und Eiern eingesperrt hatte, suchten sie sofort je eine

Larve aus und nahmen ihren gewöhnlichen Platz auf dem Kopfe ein. Die Larve war jedoch in dem einen Falle so klein und schwach, dass sie mit der schweren Last auf dem Kopfe beim Gehen hin- und hertaumelte. Der *Doryloxenus* behielt aber ruhig seinen Platz bei. In Bewegung hebt und senkt der *Doryloxenus* recht rege seine dicken Antennen. Der Hinterkörper wird hie und da gehoben und die Oberfläche des Körpers damit berührt. Diese Partie des Körpers wird von den Termiten oft beleckt, wobei die Kiefer des leckenden lebhaft bewegt werden. Wahrscheinlich wird zwischen den grossen schwarzen Haaren des Körperendes irgendein Exsudat abgegeben.

Am 23. Februar 1921 machte ich weitere Beobachtungen an *Doryloxenus* zusammen mit den Termiten. Bald nach dem Einbringen in das Versuchsglas nahm der *Doryloxenus* die gewöhnliche Stellung am Kopfe eines Arbeiters ein. Während direkten Beobachtungen, die jedenfalls eine Viertelstunde dauerten, sass er immer dort und bei einer späteren Beobachtung nach sogar drei Stunden war er fortwährend dort. Der Arbeiter verrichtete dabei scheinbar ganz ungestört seine gewöhnliche Arbeit und tremulierte sogar in gebräuchlicher Weise. Eine Larve wurde sorgfältig gereinigt. Der *Doryloxenus* sass dabei ganz ruhig und fing bald an sich selbst zu putzen. Die dicken kegelförmigen Antennen wurden dabei nicht, sicher aus rein mechanischen Gründen, wie sonst bei den Staphyliniden gewöhnlich, zwischen den Kiefern durchgezogen, sondern mit den Vorderfüssen gereinigt. Das Pronotum wurde einmal mit dem Hinterleibsende betastet.

Diesmal hatte ich das Glück auch das freundliche Benehmen des *Doryloxenus* gegen den Termitenarbeiter direkt beobachten zu können. Nachdem der Arbeiter mit seiner Larve fertig war, fing nämlich der *Doryloxenus* an den Termitenarbeiter zu putzen oder abzulecken. Zuerst nahm er den Kopf und putzte sorgfältig besonders die Basis der Antennen ab. Dann begab er sich auf den Körper und begann mit der Brust und dem Rücken an. Schliesslich wurden auch die Beine gereinigt, wobei der Termitenarbeiter der Reihenfolge nach die Beine herausstreckte und sogar den ganzen Körper zur Seite bog, um dem Reiniger freien Zutritt zu gewähren.

Als der Termitenarbeiter schliesslich fertig gereinigt war und wegpromenierte, nahm der *Doryloxenus* sofort seinen kuriösen Platz am Kopfe ein. Das hier beigefügte Bild (Taf. I Fig. 1) ist nach einer Skizze angefertigt, die ich nach dem lebenden Material bei dieser Gelegenheit machte.

Aus diesen Beobachtungen scheint mir nun mit aller Deutlichkeit hervorzugehen, dass die kleinen *Doryloxenus* sehr gut für ihr Leben unter den Termiten angepasst sind, und dass ihre mit

Hafthaaren versehenen Füsse eine schöne Einrichtung bilden, um auf den Termiten in dieser Weise reiten zu können. Die merkwürdige Plazierung auf dem Kopf der Termiten erfordert sogar klebrige Füsse um sich überhaupt festhalten zu können. WASMANN's Versicherungen, dass die klebrigen Füsse im Termitennest keinen Sinn haben, fallen somit fort, und damit auch die ganze Hypothese, deren Hauptargument gerade die dorylophile Anpassung dieser Tiere gewesen ist. Die Anpassungscharaktere derselben sind fast viel besser für das Leben unter den Termiten geeignet, deren nur spärlich behaarter Körper viel klebrigere Füsse der reittenden Gäste fordert, als die mit einer rauheren Oberfläche versehenen *Dorylus*-Ameisen.

Die Sache ist aber damit nicht erledigt. Eine nähere morphologische Untersuchung des neuen *Doryloxenus* aus Java hat überdies dargetan, dass er einen dreigliedrigen Fuss hat. Bei Anwesenheit aller anderen *Doryloxenus*-Merkmale, die es zweifellos machen, dass diese Tiere entweder demselben Genus angehören oder, wenn dies nicht der Fall ist, einer sehr nahe verwandten Gattung, haben sie ganz deutlich drei Glieder an allen Füssen, weshalb ich die Art *Doryloxenus triarticulatus* nenne. Dreigliedrige Füsse sind aber zweifellos ein Charakter, der ursprünglicher ist als eingliedrige und meine termitophile Art muss somit ursprünglicher sein als die von WASMANN beschriebenen, die laut ihm nur eingliedrige Füsse haben. Leider ist es mir bisher nicht gelungen von den seltenen Tieren, die meistens nur in WASMANN's Privatsammlung sitzen, auch nur ein einziges Exemplar einer myrmecophilen *Doryloxenus*-Art aus Afrika aufzutreiben, um nachzuprüfen ob WASMANN's Angaben hinsichtlich der Fussglieder derselben richtig sind. Sei dem aber nun wie immer. Die Hypothese über die Umwandlung der myrmecophilen *Dorylyxenus* in termitophile ist nicht mehr zu retten. Die kleinen Tiere sind nämlich ebensogut, wenn nicht besser, für das Leben mit den Termiten ausgerüstet wie für das Leben unter den Dorylinen und jedenfalls ist eine termitophile Art aus Java nach obigen Angaben viel ursprünglicher als die myrmecophilen Arten aus Afrika.

Die von mir auf Java gefundene *Doryloxenus*-Art gehört, wie oben gesagt, nach meiner Meinung der Gattung *Doryloxenus*. Ihre äussere Morphologie, die ich in Zusammenhang mit der Bearbeitung anderer Genera verwandter Käfer bald näher behandeln werde, stimmt gut mit den von WASMANN für das Genus *Doryloxenus* angegebenen Merkmalen und mit den dazu von ihm gegebenen Bildern überein, mit Ausnahme jedoch von der Gliederzahl der Tarsen. Von den nahestehenden Genera *Mimocete* FAUVEL und *Megaloxenus* WASMANN unterscheidet sie sich durch Körperform, Grösse und Abwesenheit der Klauen. Nun ist zwar die Glieder-

zahl der Tarsen ein sehr wichtiger Charakter, der es berechtigt machen könnte, ein neues Genus für die neue Form aufzustellen. Vorläufig will ich dies aber nicht tun, weil ich den Verdacht habe, dass die übrigen *Doryloxenus*-Arten bei näherer Untersuchung mit modernen Hilfsmitteln und Präparationsmethoden vielleicht auch einen dreigliederigen Tarsus aufweisen werden. Möglicherweise wird aber dieser Charakter nur den termitophilen Arten zukommen, was natürlich sehr interessant wäre, und die Begründung von einer neuen Gattung notwendig machen würde. Es muss aber in diesem Zusammenhang auch hervorgehoben werden, dass der Tarsus auch in seiner dreigliederigen Form sehr schwach und allem Anscheine nach jedenfalls so reduziert ist, dass die Gliederzahl biologisch eine ganz unbedeutende Rolle spielt. Ich finde also vorläufig keinen Grund zur Einrichtung einer neuen Gattung für die hier behandelte Art und nenne sie einfach wie folgt:

Doryloxenus triarticulatus n. sp.

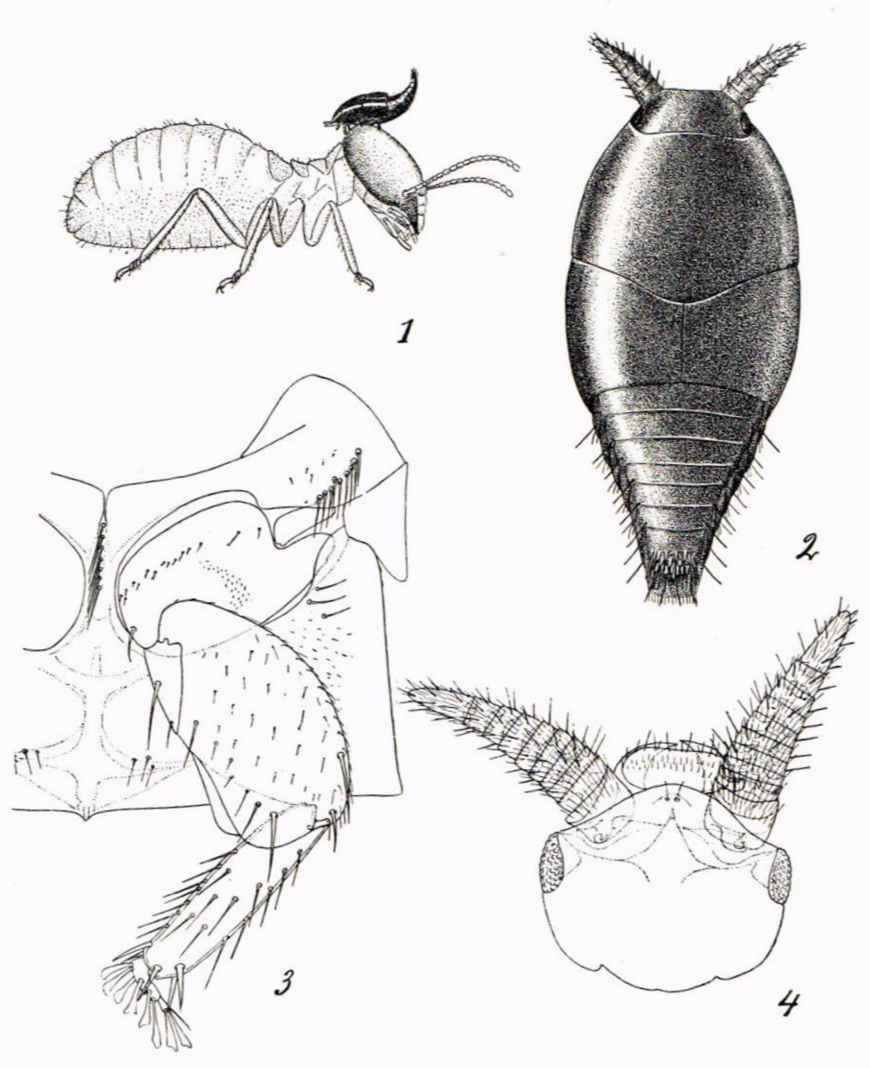
Der Körper von gewöhnlichem, spindelförmigem *Doryloxenus*-Habitus, ca. 1,60 mm lang, 0,8 mm breit (über Mesothorax). Die Farbe dunkel braun, fast schwarz über Mesothorax und die Basis der Flügel. Die Augen schwarz. Der Kopf vorne tief ausgehöhlt, 0,4 mm breit. Die Antennen dick, hornförmig 0,42—0,45 mm lang. Die Deckflügel breit, dicht an einander geschlossen, ihre grösste Länge 0,56 mm. Die Hinterflügel gut entwickelt ca. 1,34 mm lang, 0,53 mm breit. Die Beine breit und flach. Die Tibien mit mehreren Dornen an der Spitze und je einem dreigliederigen Tarsus, der ohne Klaue endet, aber mit einer Anzahl von klebrigen Haaren versehen ist. Die drei Fussglieder nehmen nach aussen in Grösse ab. Sie können teilweise in den Spitzenteil der Tibien eingezogen werden.

Fundort: Java, Buitenzorg, in Nestern von *Termes (Odontotermes) javanicus* am Kopfe der Arbeiter reitend.

Literatur.

Bernhauer, M. und Schubert, K. Coleopterorum Catalogus. Pars 67. W. Junk. Berlin 1916.

Kemner, N. A. The Doryloxenus of Java and Wasmanns hypothesis about the hostchange of these beetles. Vortrag bei dem IV. Internationalen Entomologenkongress in Ithaca U. S. A. Aug. 1928.



Kemner.

Doryloxenus triarticulatus n. sp.

WASMANN, E. Eine neue dorylophile Tachyporienen-Gattung aus Südafrika. Wiener Ent. Zeit., XVII. 1898.

——. Neue Dorylinengäste aus dem neotropischen und dem äthiopischen Faunengebiet. Zool. Jahrb. Bd. 14, Hft. 3 (1900) 1901

——. Termiten, Termitophilen und Myrmekophilen. Gesammelt auf Ceylon von Dr. W. Horn. IV. Nachtrag. Zool. Jahrb. Bd. XVII. Heft. 1. Jena 1902.

——. Biologische und phylogenetische Bemerkungen über die Dorylinen-Gäste der alten und der neuen Welt etc. Verh. Deutsch. Zool. Gesellschaft. Leipzig 1902.

——. Zur Kenntniss der Gäste der Treiberameisen u. ihrer Wirthe am obern Congo. Zool. Jahrb. Suppl. VII. Jena 1904.

——. Die phylogenetische Umbildung ostindischer Ameisengäste in Termitengäste. Compt. rend. 6me Congr. int. Zool. 1904. Bern 1905.

——. Beispiele rezenter Artenbildung bei Ameisengästen und Termitengästen. Festschrift für J. Rosenthal. Leipzig 1906.

——. Neue Beispiele der Umbildung von Dorylinengästen zu Termitengästen. Ges. Deutsch. Naturf. u. Ärzte. Verh. 1912.

——. Wissenschaftl. Erg. einer Forschungsreise nach Ostindien etc. V. Termitophile und myrmecophile Coleopteren. Zool. Jahrb. Bd. 39. Jena 1916.

——. Ein neuer termitophiler Orthogonius etc. Ent. Mitteil. IX. Berlin 1920.

——. und Dr. BRAUNS, H. New Genera and species of south african myrmecophilous and termitophilous beetles. S. A. Journal Nat. Hist. vol. V. Pretoria 1925.

——. Doryloxenus, Mimocete, Megaloxenus. Ent. Mitteil. XV. Berlin 1926.

Tafelerklärung.

Tafel N:o I.

Fig. 1. *Doryloxenus triarticulatus* n. sp. in seiner charakteristischen Stellung auf dem Kopfe eines *Termes*-Arbeiters. Stark vergrössert.

Fig. 2. *Doryloxenus triarticulatus* n. sp. Der ganze Käfer von oben.

Fig. 3. Bruststück mit dem linken Mittelbein von *Doryloxenus triarticulatus* n. sp. von unten. An der Spitze der Schiene ist der dreigliederige Tarsus mit den langen Haftbaaren zu sehen.

Fig. 4. Der Kopf des *Doryloxenus triarticulatus* n. sp. von oben, mit den charakteristischen dicken Antennen, die in tiefen Aushöhlungen an der Vorderseite des Kopfes eingegliedert sind. Natürliche Breite des Kopfes ca. 0,4 mm.